宽瓣头细蛾形态及生物学特性研究

张 晶，胡冰冰，李后魂，王淑霞*
（南开大学生命科学学院，天津 300071）

摘要：宽瓣头细蛾 *Epicephala lativalvaris* Li, Wang & Zhang 是最近发现在黑面神 *Breynia fruticosa* 和喙果黑面神 *B. rostrata* 上专性传粉的昆虫。通过野外观察宽瓣头细蛾的访花行为、室内饲养宽瓣头细蛾幼虫及解剖黑面神和喙果黑面神果实，首次对其个体发育过程中各虫态的形态特征及生活习性和生活史进行了详细研究。结果表明：宽瓣头细蛾的生活史因气候的不同而出现差异，其在福建厦门 1 年发生 4 ~5 代，有 4 个羽化主要高峰期，分别为 5 月上旬至中旬、6 月中旬至下旬、8 月及 9 月下旬至 10 月上旬，11 月中下旬有少数成虫羽化，12 月上旬至次年 4 月中旬以卵或蛹越冬；而在海南鹦哥岭 1 年发生 6 代，无越冬现象。成虫分别主动为黑面神或喙果黑面神传粉并将卵产于子房内，幼虫以寄主植物种子为食，需要消耗果实内全部 6 粒种子才能发育成熟，但每个种群内留有 20.37%~77.63% 完好的果实，以维持互利关系的稳定。两种植物的结实率近似，但宽瓣头细蛾对喙果黑面神的果实危害率是黑面神的 2.05 倍。结果说明，在宽瓣头细蛾-黑面神和喙果黑面神专性传粉互利共生关系中，两种寄主植物所获得的利益近似，但喙果黑面神为宽瓣头细蛾提供了更多的回报。研究结果为头细蛾属其他种类生物学特性的了解提供了借鉴，并为探讨宽瓣头细蛾-黑面神和喙果黑面神专性传粉互利共生关系稳定性的维持机制提供了基本依据。

关键词：头细蛾属；黑面神；喙果黑面神；形态学；生物学特性；专性传粉互利共生体系
中图分类号：Q964 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2012)05-0585-11

Morphological and biological studies of *Epicephala lativalvaris* (Lepidoptera: Gracillariidae)

ZHANG Jing, HU Bing-Bing, LI Hou-Hun, WANG Shu-Xia* (College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China)

Abstract: *Epicephala lativalvaris* Li, Wang & Zhang has been found obligately pollinating *Breynia fruticosa* and *B. rostrata*. Based on the field observation of the flower-visiting behavior of *E. lativalvaris*, the indoor rearing of the *E. lativalvaris* larvae and the dissection of the *B. fruticosa* and *B. rostrata* fruits, we made a detailed study for the first time on the morphological characters, the habit of each developmental stage and the life history of *E. lativalvaris*. The results show that the life history of *E. lativalvaris* varies under different climatic conditions. It has 4 - 5 generations and 4 emergence peaks annually in Xiamen, Fujian Province, and the emergence peaks occur during the following periods: early to middle May, middle to late June, August and late September to early October, and a small number of adults emerge during middle to late November and overwinter in eggs or pupae during early December to middle April of the following year; while it has 6 generations annually and does not overwinter in Yinggeling, Hainan Province. Adults of *E. lativalvaris* actively pollinated female flowers of *B. fruticosa* or *B. rostrata* and laid eggs into their ovaries; larvae fed on seeds of the host plants and developed to maturity by consuming all six seeds, whereas 20.37% - 77.63% intact fruits were left to keep the stabilization of mutualisms in each population. The ripening rate of *B. fruticosa* was similar to that of *B. rostrata*, but the consumption frequency of *E. lativalvaris* on *B. fruticosa* fruits was 2.05 times as high as that on *B. rostrata*. The results indicate that in the *E. lativalvaris*-*Breynia fruticosa* and *B. rostrata* obligate pollination mutualism, the two host plants obtain about equal benefits from *E. lativalvaris*, whereas *E. lativalvaris* benefits more from *B. rostrata* than from *B. fruticosa*. This study provides reference for the biological study of other *Epicephala* species and lays a basis for understanding the

基金项目：国家自然科学基金重点项目(30930014)
作者简介：张晶，女，1984 年 9 月生，辽宁大连人，博士研究生，主要从事昆虫与植物协同进化研究，E-mail：2009jingzhang@163.com
*通讯作者 Corresponding author, E-mail: shxwang@nankai.edu.cn
收稿日期 Received: 2012-02-03；接受日期 Accepted: 2012-04-08

mechanism to sustain the stabilization of the obligate pollination mutualism in *E. lativalvaris*-*Breynia fruticosa* and *B. rostrata*.

Key words: *Epicephala*; *Breynia fruticosa*; *Breynia rostrata*; morphology; biology; obligate pollination mutualism

头细蛾属 *Epicephala* 隶属于鳞翅目(Lepidoptera)细蛾科(Gracillariidae),全世界已记载46种,其中已知寄主的仅16种(De Prins and De Prins, 2005; Hu *et al*., 2011; Zhang *et al*., 2012)。该属成虫多有主动为大戟科(Euphorbiaceae)叶下珠族(Phyllantheae)植物传粉的习性,幼虫专性取食寄主植物种子(Kato *et al*., 2003; Kawakita and Kato, 2004a, 2004b, 2006)。

传粉作为植物有性生殖中一个关键阶段,对植物的繁殖有着重要的影响。除少数植物能进行自花授粉之外,大多数植物需要外力的帮助才能实现传粉。据估计,2/3 以上的植物是靠昆虫传粉。这些传粉昆虫多数是通过吸食花蜜或取食花粉来维持成虫的生命,而通过幼虫寄生植物种子来获得种群的延续,在传粉昆虫中十分少见。榕树-榕小蜂的关系就是广为人知的例子(Wiebes, 1979; Weiblen, 2002; Cook and Rasplus, 2003)。在鳞翅目昆虫中,对丝兰-丝兰蛾互利共生关系的认识和研究较早,从19世纪至今各国学者从不同角度对丝兰-丝兰蛾互利共生体系进行了大量的研究,为理解种子寄生性昆虫与寄主植物间协同进化机制提供了数据资料(Pellmyr, 1999, 2003)。随后,仙人掌科(Cactaceae)鸡冠柱属 *Lophocereus* 植物 *L. schottii* 与螟蛾科(Pyralidae)毛螟亚科(Glaphyriinae)昆虫 *Upiga virescens* 之间的专性授粉互惠共生关系也被提出,并与丝兰-丝兰蛾体系进行了比较(Fleming and Holland, 1998; Holland and Fleming, 1999)。Kato 等(2003)首次报道细蛾科(Gracillariidae)头细蛾属 *Epicephala* 昆虫与大戟科(Euphorbiaceae)算盘子属 *Glochidion* 植物之间存在专性授粉的互利共生协同进化关系,相继发现传粉头细蛾与大戟科叶下珠属 *Phyllanthus* 和黑面神属 *Breynia* 植物间也同样存在这种协同进化关系(Kawakita and Kato, 2004a; Kawakita and Kato, 2004b)。不同互利共生体系中传粉者与植物的关系多种多样,具有物种特异性和各种不同的特征,为了解协同进化过程、互利共生体系的稳定性和生物多样性的维持机制提供了重要的模型。

宽瓣头细蛾 *Epicephala lativalvaris* Li, Wang & Zhang 是最近新发现的物种,主要分布于我国海南、福建、广东等省区,专性寄生黑面神 *Breynia fruticosa* 和喙果黑面神 *B. rostrata* 并为其传粉。为深入了解宽瓣头细蛾与寄主的相互关系,于2010年6月至2011年9月在海南和福建两地通过室内饲养及野外观察,对宽瓣头细蛾的生活史和生活习性等生物学特性进行了研究,并比较了幼虫对两种寄主植物种子的危害情况,现将结果报道如下。

1 材料和方法

1.1 寄主植物分布及样地

宽瓣头细蛾的寄主为黑面神和喙果黑面神。黑面神生长于山坡、平地旷野灌木丛中或林缘,主要分布在中国浙江、福建、广东、海南、广西、四川、贵州、云南,老挝、泰国、越南也有分布;喙果黑面神生长于山地密林中或山坡灌木丛中,主要分布在福建、广东、广西、海南、云南和浙江等省区,越南也有分布(Li and Gilbert, 2008)。

黑面神和喙果黑面神果实采样地包括海南鹦哥岭自然保护区(海拔200~755 m, 18°50′~19°12′N, 109°15′~109°50′E)、五指山国家自然保护区(海拔512~720 m, 18°49′~18°59′N, 109°32′~109°43′E)和尖峰岭国家自然保护区(海拔807~973 m, 18°23′~18°52′N, 108°44′~109°02′E);福建厦门天竺山国家森林公园(海拔50~200 m, 24°35′~24°39′N, 117°53′~117°57′E)和万石植物园(海拔28~201 m, 117°53′~118°25′E, 24°25′~24°54′N)。

1.2 生物学特性调查

2010年6月至2011年9月,在福建厦门天竺山和万石植物园内,每个果期采集发育中及成熟的黑面神和喙果黑面神果实,放入高8.5 cm,直径12 cm 的圆柱形透明饲养盒中饲养宽瓣头细蛾的幼虫,每个盒中放100个果实,每日8:30,14:00及18:00分3次观察盒内老熟幼虫爬出的情况,记录它们钻出果实的方式;将爬出的老熟幼虫放入装有寄主植物叶片的饲养盒中,以利于其结茧化蛹,观察化蛹和羽化情况,记录蛹期。

2010年4-6月于鹦哥岭随机选取10棵黑面

神，2011 年 4 – 6 月于万石植物园随机选取 10 棵喙果黑面神，每棵植物上选取 2 个枝条，在花期统计雌花数量，在果期统计果实数量，计算其结实率（结实率 = 果实数量/雌花数量）。

统计每个果实中被取食及完好的种子数量，比较宽瓣头细蛾对两种寄主植物的蛀果率。在寄主植物盛花期观察成虫的交尾、产卵及吸蜜等生活习性。宽瓣头细蛾 *E. lativalvaris* 产卵时，产卵器要穿过萼片和子房壁，在萼片和果皮上留下产卵疤，由此可方便地找到卵进行观察统计。野外生物学照片使用 Canon G10 数码相机拍摄，成虫标本照片使用 Nikon D300 数码相机拍摄。

1.3　标本制作和幼虫标本解剖

成虫标本主要由饲养直接获取，部分由诱虫灯调查采得，均展翅后保存。幼虫标本解剖步骤为：将酒精浸制的老熟幼虫标本放入含 10% KOH 溶液的离心管中，于 100℃温度下水浴 10 min 左右，将标本移入酒精中进行解剖，在 Olympus SZ11 解剖镜下沿枕骨大孔边缘将头壳从虫体上取下后，将下颚下唇复合体、上颚和上唇从头壳上取下，分别对头壳的正面和侧面、下颚下唇复合体、上颚、上唇进行绘图。将幼虫每个体节从腹中线及背中线剪开拉平，对前胸、中胸、第 3 腹节和第 9 腹节进行绘图。解剖后的标本放入甘油中保存备用。幼虫刚毛术语依据 Hinton（1946）。

2　结果

2.1　形态特征

2.1.1　成虫（图 1：A）：翅展 8.5 ~ 12.5 mm。头白色。下唇须白色，第 2 节外侧浅褐色。下颚须外侧黄褐色，内侧白色。触角腹面黄褐色，背面褐色有黄褐色窄环纹。胸部白色，翅基片灰褐色。前翅褐色，前缘 1/3，3/5 和 3/4 处分别有 3 条平行的白色外斜条纹：第 1 条最宽、向末端渐窄延伸越过翅宽的 1/4 处，第 2 条靠近第 3 条、细长、略弯、越过翅中部，第 3 条最窄、最短、自前缘端部 1/6 处延伸至翅宽 1/3 处；后缘有一条白色至黄白色的纵带，自纵带上有 3 条外斜的条纹：第 1 条位于后缘 1/2 处延伸至翅褶下方（在一些个体中模糊），第 2 条自后缘 2/3 处延伸至翅端 1/6 处与前缘第 2 条条纹相交，第 3 条略后于第 2 条延伸与前缘第 3 条相接形成弧形，一些个体在第 2 和 3 条之间有一条细纹斜伸至翅端 1/6 处；5/6 处自前缘至后缘有 1 条银色具金属光泽的窄横带，其两端白色，中部外弯；端部 1/6 黄褐色，有深褐色鳞片或 1 个黑斑，其前后缘白色；缘毛沿前缘、外缘至臀角白色至黄白色，基部和末端深褐色，后缘灰色至深灰色。后翅和缘毛灰褐色。足腿节黄褐色，胫节和跗节浅褐色至黄褐色；跗节白色有灰褐色斑纹。腹部背面褐色；腹面白色，两侧各有 5 条灰褐色斜纹。

2.1.2　卵（图 1：B）：长椭圆形，长 0.325 ± 0.003 mm，宽 0.142 ± 0.002 mm（n = 14）；初产时黄白色，外被透明薄膜，接近孵化时逐渐变为黄色。

2.1.3　低龄幼虫（图 1：C）：体灰白色，头壳棕褐色至深褐色，体节间有乳白色环带。

2.1.4　老熟幼虫（图 1：D）：体长 6.54 ± 0.02 mm（n = 49），体表红色至暗红色，前胸前缘和后缘乳白色，背中线两侧各有 1 个乳白色的 V 形条纹；中胸和后胸后部 1/7 乳白色；第 1 腹节后部 1/5、第 2 ~ 7 腹节前部 1/5 和后部 1/4 乳白色。头宽 0.75 ± 0.03 mm（n = 14），棕黄色到褐色；额约为头部长的 3/5，红褐色。触角 3 节；单眼 6 个，围成环形。口器下口式；唇基深褐色；上唇黑褐色，缺口呈 V 形，深度约为上唇长的 1/5。胸足 3 对。腹足 4 对，分别位于第 3，4，5 和 10 节上；趾钩二横带（图 3：E）。

2.1.5　茧（图 1：E）：白色，长椭圆形，长 8.09 ± 0.02 mm（n = 23），上被白色颗粒状小泡。

2.1.6　蛹（图 1：F）：纺锤形，长 5.43 ± 0.03 mm（n = 23）。初化蛹时黄绿色，后逐渐转为黄褐色，羽化前变为深褐色。腹部背面可见 6 节，第 7 ~ 10 腹节界限不明显。前足伸达第 2 腹节末端，中足伸达第 3 腹节末端，后足伸达第 6 腹节末端，翅伸达第 5 腹节端部 1/5，触角伸出体节约第 7 ~ 10 腹节长的 1/2。

2.2　老熟幼虫毛序特征

2.2.1　头部（图 2：A，B）：前群具 3 根呈锐角三角形排列的前毛 A1，A2 和 A3 及 1 个孔 Aa，A1 与 A2 靠近，位于 A2 外下方，A3 远离 A2，位于第 2 单眼内侧上方；Aa 靠近 A2，位于其外上方，其中 A3 最长，A1 长约为 A3 的 3/4，A2 长约为 A3 的 1/2。后群具两根后毛 P1 和 P2 及 1 个孔 Pb，P1 位于 P2 的外上方，长约为 P2 的 2 倍，Pb 位于 P1 内侧。侧群具 1 根侧毛 L1 和 1 个孔 La，L1 位于 A3 上方，靠近 A3，长约 A3 的 1/4，La 位于 A3 外上方。顶群具 3 根近竖直排列、长度相等的顶毛 V1，V2 和 V3，及位于 V1 和 P1 连线内侧的 1 个孔 Va。眼群

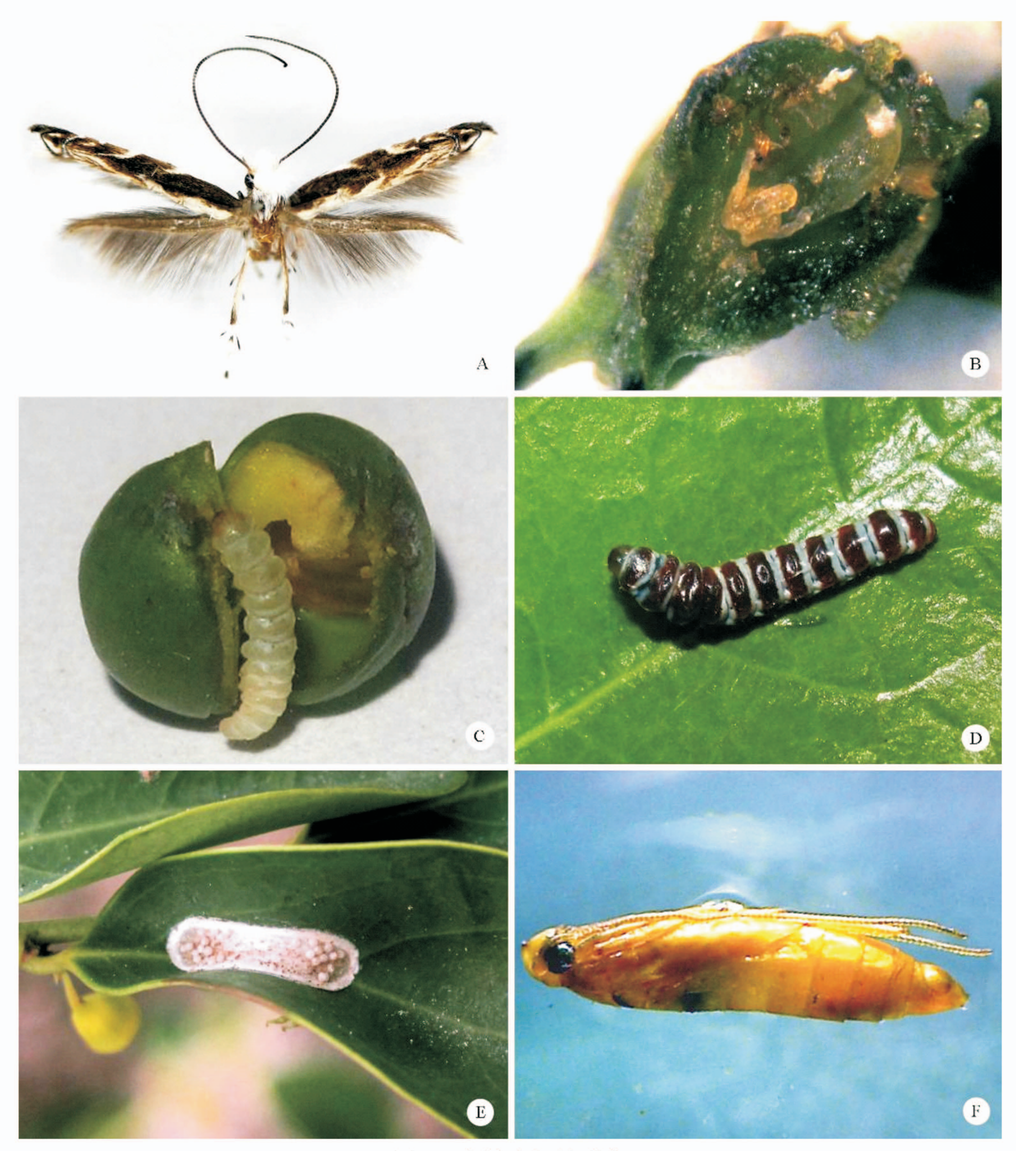


图 1 宽瓣头细蛾形态

Fig. 1 Morphology of *Epicephala lativalvaris*

A: 成虫 Adult; B: 卵 Egg; C: 低龄幼虫 Early instar larva; D: 老熟幼虫 Mature larva; E: 茧 Cocoon; F: 蛹 Pupa.

具 3 根眼毛 O1, O2 和 O3 及 1 个孔 Ob, O1 位于第 3 单眼上方, O2 位于第 1 单眼上方, O3 位于第 1 单眼和第 6 单眼之间, 其中 O3 最长, O1 长约为 O3 的 2/5, O2 长约为 O3 的 1/4, Ob 位于第 3 单眼和第 4 单眼之间。眼下群具 3 根呈锐角三角形排列的眼下毛 SO1, SO2 和 SO3 及 1 个孔 SOb, SO1 位于第 5 单眼外下方, SO2 位于第 5 单眼和第 6 单眼连线外侧, 靠近第 6 单眼, SO3 位于 SO1 外上方, 其中 SO3 最长, SO2 略短于 SO3, SO1 长约为 SO3 的 3/5, SOb 位于 SO1 上方。颊群具 1 根颊毛 G1 和 1 个孔 Ga, G1 位于 SO3 上方, 长约为 SO3 的 3/5, Ga 位于 G1 上方。额群具 1 根额毛 F1 和 1 个孔 Fa, F1 位于唇基外下方, Fa 位于 F1 内下方。唇基群具两根唇基毛 C1 和 C2, 位于唇基底部外侧, C2 位于 C1 内上方, 其中 F1 最长, C1 和 C2 近等长, 长约为 F1 的 2/3。

2.2.2 口器: 上唇(图 2: C): 具 3 根上唇内侧毛 M1, M2 和 M3, 位于上唇内侧, 呈斜线排列, 长度约相等; 3 根上唇外侧毛 E1, E2 和 E3 位于上唇外侧, E2 和 E3 靠近, E1 位于底部, E2 最长, E3 略短与 E2, E1 长约为 E2 的 3/5。

上颚(图 2: D): 具 5 齿, 上颚毛 MD2 长约为 MD1 的 3/4。

下颚下唇复合体(图 2: E): 下唇毛 LB1 略长于 LB3; 下颚毛 MX1 最长, MX2 长约为 MX1 的 3/4, MX3 长约为 MX1 的 4/5。

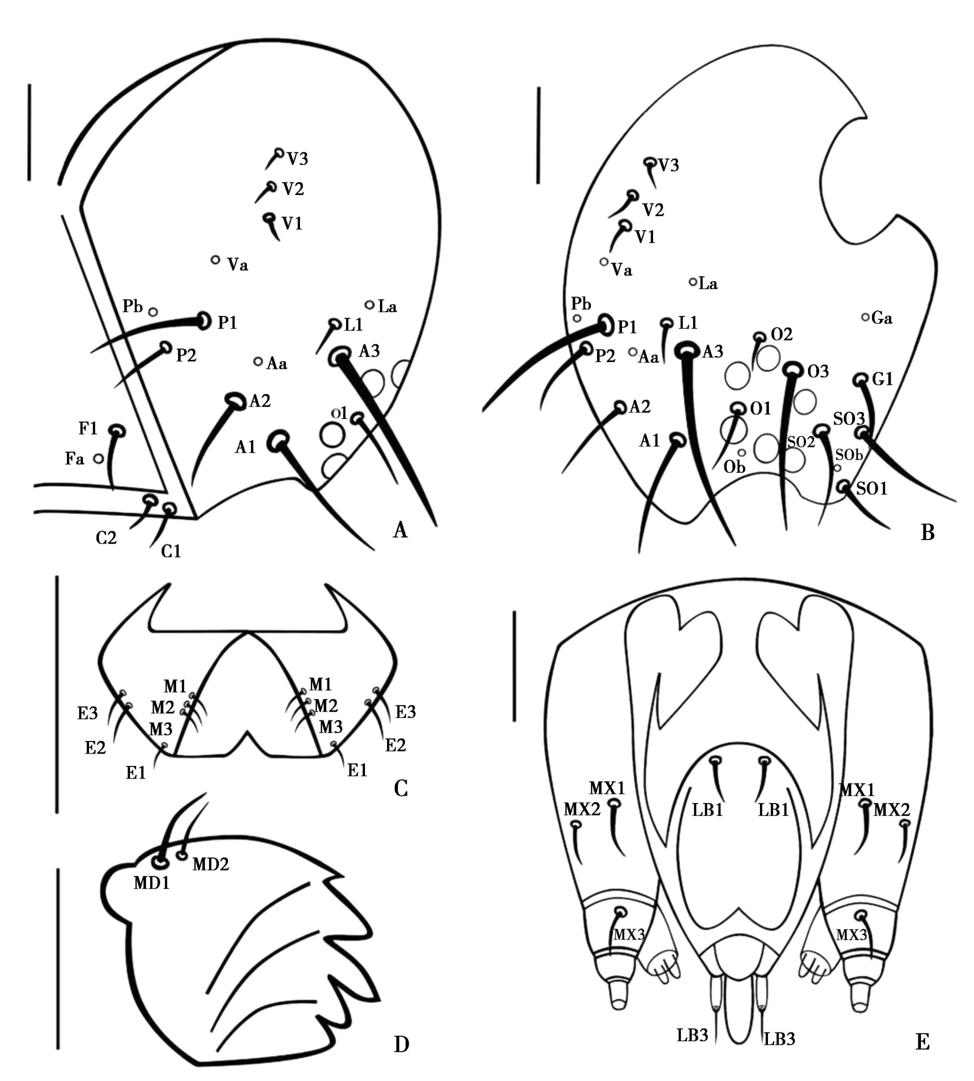


图 2　宽瓣头细蛾老熟幼虫头部结构与毛序

Fig. 2　Head structure and chaetotaxy of *Epicephala lativalvaris* mature larva

A：头部前面观 Head on front view；B：头部腹面观 Head on ventral view；C：上唇 Labrum；D：上颚 Mandible；E：下颚下唇复合体 Maxillae and labium. 比例尺 Scale bars = 0.1 mm.

2.2.3　胸节：前胸（图 3：A）：前背毛 XD1 位于 XD2 的后上方，长约为 XD2 的 1/2。背毛 D1 位于 D2 的前上方，长约为 D2 的 1/4。亚背毛 SD1 位于 SD2 的后下方，长约为 SD2 的 5 倍。侧毛 L1 位于气孔前方，L2 位于 L1 的前上方，长约为 L1 的1/4。亚腹毛 SV1 位于 SV2 的后下方，长约为 SV2 的 3 倍。

中胸（图 3：B）：背毛 D1 位于 D2 的上方略偏向前，长约为 D2 的 4/5。亚背毛 SD1 位于 SD2 的后下方，长约为 SD2 的 4 倍。侧毛 L1 位于 L2 上方略偏后，长约为 L2 的 4 倍。亚腹毛 SV1 位于 L1 的下方略偏前，长约为 L1 的 5/6。

前胸和中胸的微腹毛 MV1，MV2 和 MV3 呈钝角三角形排列，MV1 位于基节窝的下方略偏后，MV2 位于基节窝下方，MV3 位于基节窝的前下方，MV1，MV2 和 MV3 近等长。腹毛 V 位于基节窝下方，靠近腹中线，约与 MV1 等长。

2.2.4　腹节：第 3 腹节（图 3：C）：背毛 D1 位于 D2 的后上方，长约为 D2 的 2 倍。亚背毛 SD1 位于 SD2 的后上方，SD2 靠近气孔，位于气孔的前上方，长约为 SD1 的 2/3。侧毛 L1 位于 L2 的前上方，约与 L2 等长。亚腹毛 SV1 位于 L2 的下方，与 L2 近等长。微腹毛 MV3 位于基节窝的前方偏上，腹毛 V 位于基节窝前方偏下，长约为 MV3 的 1.5 倍。

第 9 腹节（图 3：D）：背毛 D1 位于 D2 的前下方，长约为 D2 的 1/2。亚背毛位于 D1 下方，长约为 D1 的 2.5 倍。侧毛 L1 位于 SD1 下方，长约为 SD1 的 2/5。

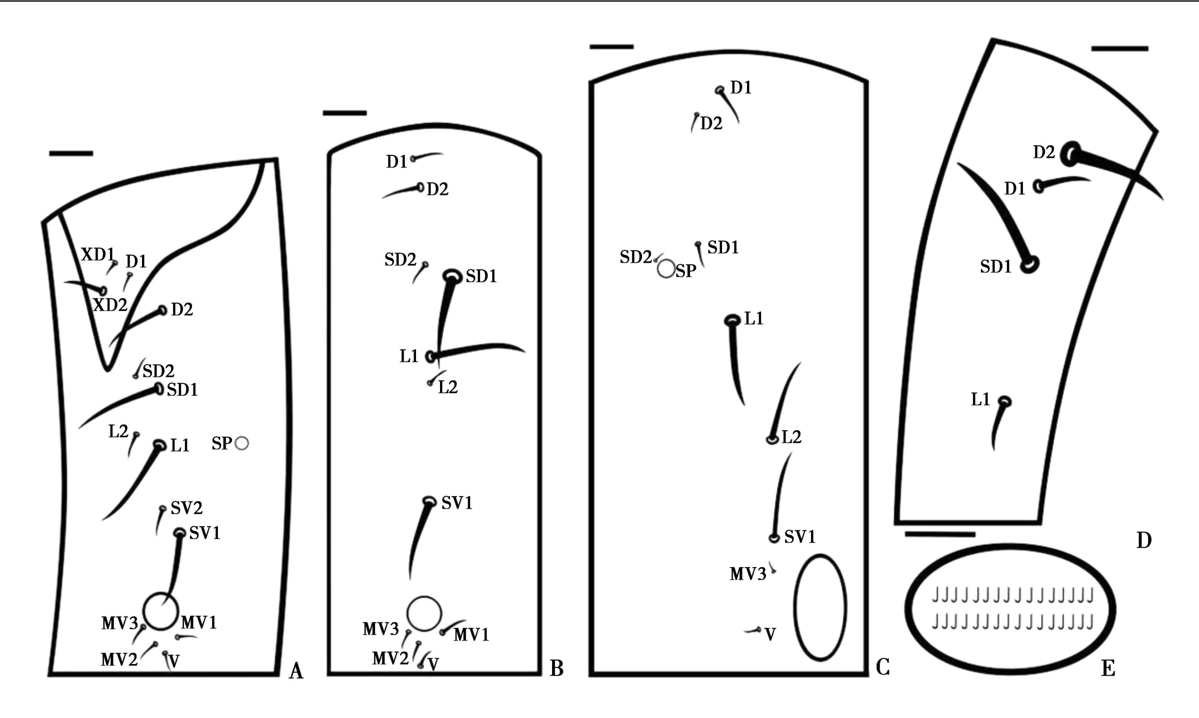


图 3 宽瓣头细蛾老熟幼虫体节毛序

Fig. 3 Body chaetotaxy of *Epicephala lativalvaris* mature larva

A：前胸 Prothorax；B：中胸 Mesothorax；C：第 3 腹节 The 3rd abdominal segment；D：第 9 腹节 The 9th abdominal segment；E：趾钩 Crochets. 比例尺 Scale bars = 0.1 mm.

2.3 生活习性和生活史

2.3.1 生活习性：成虫白天主要在寄主或周围植物上静止休息，19:00 后开始活跃。白天和夜间都观察到过成虫交尾。交尾时（图 4：A），雌雄虫腹部末端呈钝角交叉相连，在叶片上静止不动，可持续 2 ~ 5 h。雌虫夜间主动地为寄主植物传粉，并在雌花上产卵。产卵时（图 4：B）腹部下弯贴于花萼腹面基部，伸出产卵器，穿透萼片和子房壁，将卵产在子房内部。幼虫取食寄主植物种子，单头幼虫需要消耗果实内全部 6 粒种子后才能发育成熟。老熟幼虫自果皮内面咬开 1 个近圆形的孔钻出果实（图 4：C），在寄主植物或周围植物的叶片上结茧化蛹。蛹期 9 ~ 15 d。羽化后的成虫可存活 3 ~ 5 d，期间需要吸取花蜜补充营养（图 4：D）。

2.3.2 生活史：宽瓣头细蛾在福建厦门冬天发生滞育，1 年发生 4 ~ 5 代（表 1）。第 1 代成虫 6 月中旬开始羽化，活动至 7 月上旬；第 2 代成虫 8 月上旬开始羽化，活动至 8 月下旬；第 3 代成虫 9 月下旬开始羽化，活动至 10 月中旬。11 月上旬第 4 代老熟幼虫开始爬出，结茧化蛹；其中 11 月上中旬化蛹的宽瓣头细蛾在 11 月中下旬可以羽化，冬季羽化的第 4 代宽瓣头细蛾数量较少，羽化后的雌虫为 11 月中下旬成熟的雌花授粉并产下第 5 代卵，之后雌花及雌花中宽瓣头细蛾的卵发生滞育，直到次年 3 月中下旬雌花子房和宽瓣头细蛾卵开始发育，幼虫发育至 5 月上旬至中旬老熟化蛹及成虫羽化。11 月下旬化蛹的宽瓣头细蛾以蛹越冬。4 月下旬越冬茧开始羽化，活动至 5 月中旬。

宽瓣头细蛾在海南鹦哥岭自然保护区全年活动，1 年发生 6 代（表 2）。第 1 代成虫 1 月中旬陆续开始羽化，活动至 2 月上旬；第 2 代成虫 3 月上旬陆续开始羽化，活动到 4 月上旬；第 3 代成虫 4 月下旬陆续开始羽化，活动到 6 月上旬；第 4 代成虫 6 月下旬陆续开始羽化，活动至 8 月上旬；第 5 代成虫 8 月下旬陆续开始羽化，持续活动到 10 月上旬；第 6 代成虫 11 月上旬开始羽化，活动至 12 月下旬。

通过连续的观察和统计，发现宽瓣头细蛾成虫有 4 个羽化主要高峰期（图 5），分别为 5 月上旬至中旬，6 月中旬至下旬，8 月及 9 月下旬至 10 月上旬。各个羽化高峰期有所不同，进入 11 月还有一个次要羽化高峰期，虽然峰值很低但反映了两种不同的越冬方式。其中在 11 月中下旬羽化的成虫将卵产于雌花中以卵越冬，其余部分宽瓣头细蛾化蛹后并不羽化而直接以蛹越冬。

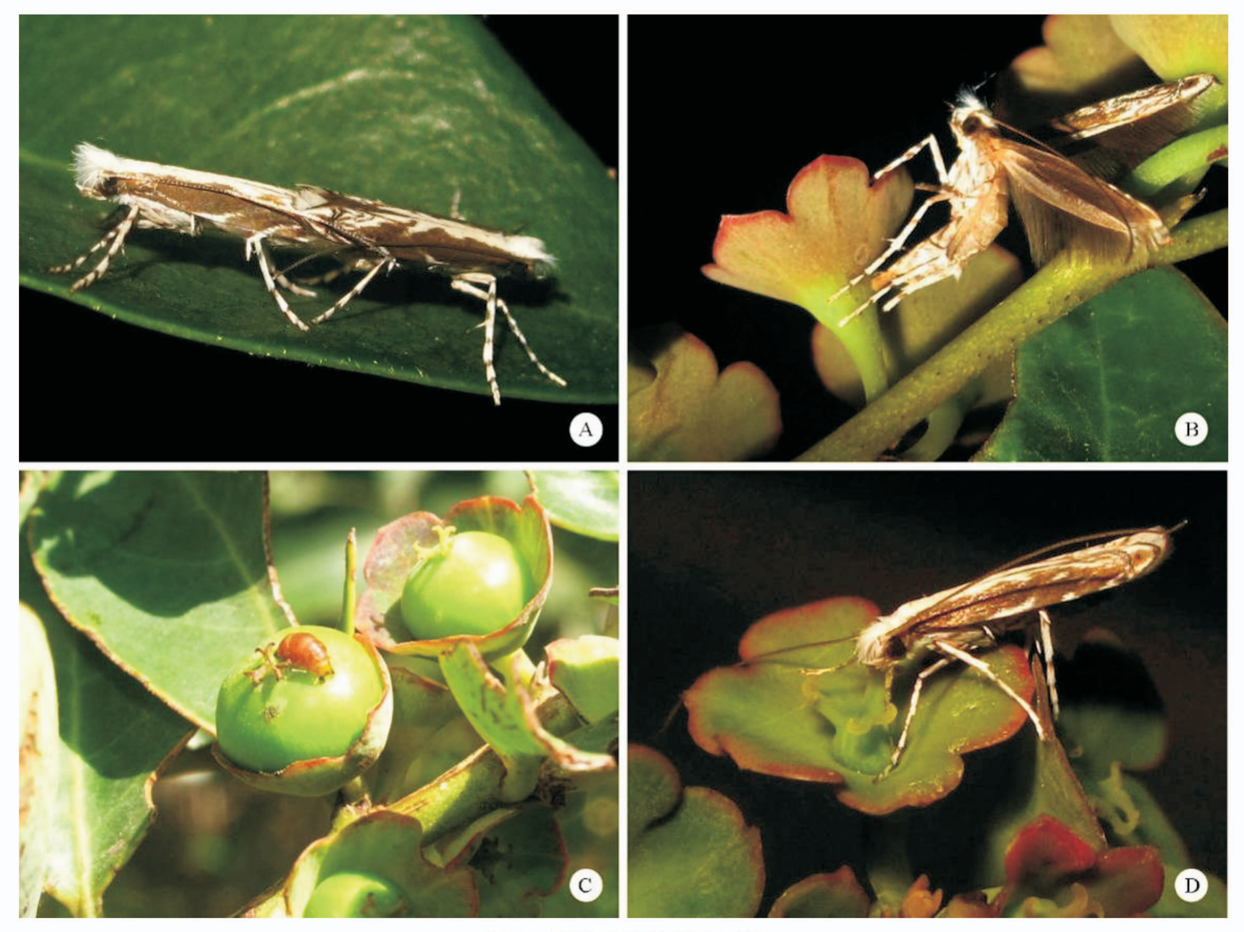


图 4　宽瓣头细蛾行为习性

Fig. 4　Behavior habits of *Epicephala lativalvaris*

A：交尾 Moths mating；B：产卵 Moth laying an egg；C：老熟幼虫钻出果实 Mature larva boring out of a fruit；D：吸蜜 Moth sucking nectar.

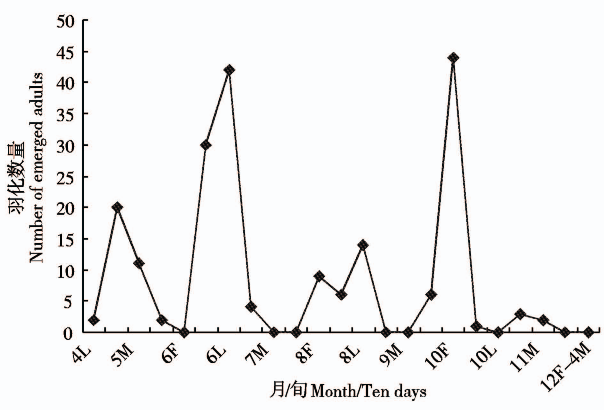


图 5　宽瓣头细蛾羽化数量与日期的关系（福建厦门，2010. 6－2011. 6）

Fig. 5　The relationship between number of emerged adults of *Epicephala lativalvaris* and date（Xiamen，Fujian Province，June，2010－June，2011）

F：上旬 The first ten days；M：中旬 The middle ten days；L：下旬 The last ten days.

2.4　黑面神和喙果黑面神结实率和果实蛀食情况

通过对专性依赖于宽瓣头细蛾传粉的黑面神和喙果黑面神结实率的统计，发现分别有 23.14% 和 23.28% 的雌花发育为成熟的果实（表 3）；解剖果实结果表明，平均分别有 67.14% 和 34.95% 完好的果实保留下来，没有被宽瓣头细蛾幼虫蛀食（表 4）。

通过在海南鹦哥岭、尖峰岭和五指山及福建厦门天竺山和万石植物园 5 个采样点的观察、研究和采集饲养，对果实内种子被蛀食情况的统计结果显示（表 4），宽瓣头细蛾幼虫需要消耗黑面神或喙果黑面神果实内全部 6 粒种子才能完成发育，但在每个种群内，分别有部分完好的果实（20.37%～77.63%）存在，以保证黑面神和喙果黑面神种群的繁殖。宽瓣头细蛾幼虫对黑面神的平均蛀果率为 31.67%，而对喙果黑面神的平均蛀果率是黑面神平均蛀果率的 2.05 倍，为 65.05%，反映出该种头细蛾与喙果黑面神有更紧密的关系，更偏爱于为喙果黑面神传粉，在提高了结实率的同时也加重了对其果实的危害。

表 1 宽瓣头细蛾生活史(福建厦门)

Table 1 Life history of *Epicephala lativalvaris* in Xiamen, Fujian Province

	3 月 Mar.			4 月 Apr.			5 月 May			6 月 Jun.			7 月 Jul.			8 月 Aug.			9 月 Sep.			10 月 Oct.			11 月 Nov.			12 – 2 月 Dec. – Feb.		
	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L
						●	●	●																						
第 1 代							–	–	–	–																				
1st generation										□	□	□	□																	
											+	+	+																	
											●	●	●																	
第 2 代												–	–	–	–															
2nd generation															□	□	□	□												
																+	+	+												
																●	●	●												
第 3 代																	–	–	–	–	–	–								
3rd generation																				□	□	□	□							
																					+	+	+							
																					●	●	●							
第 4 代																						–	–	–	–	–	–			
4th generation	(□)	(□)	(□)	(□)	(□)	(□)	(□)	(□)																	□	□	□	(□)	(□)	(□)
						+	+	+																		+	+			
	(●)	(●)																								(●)	(●)	(●)	(●)	(●)
第 5 代		–	–	–	–	–	–																							
5th generation						□	□	□																						
								+																						

F：上旬 The first ten days；M：中旬 The middle ten days；L：下旬 The last ten days. ●：卵 Egg；–：幼虫 Larva；□：蛹 Pupa；+：成虫 Adult；(●)：越冬卵 Overwintering egg；(□)：越冬蛹 Overwintering pupa.

表 2　宽瓣头细蛾生活史(海南鹦哥岭自然保护区)

Table 2　Life history of *Epicephala lativalvaris* in Yinggeling Nature Reserve, Hainan Province

	1 月 Jan.			2 月 Feb.			3 月 Mar.			4 月 Apr.			5 月 May			6 月 Jun.			7 月 Jul.			8 月 Aug.			9 月 Sep.			10 月 Oct.			11 月 Nov.			12 月 Dec.		
	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L
																															●	●	●	●	●	●
第 1 代	–	–																														–	–	–	–	–
1st generation	□	□	□	□																																
		+	+	+																																
		●	●	●																																
第 2 代		–	–	–	–	–	–																													
2nd generation						□	□	□	□	□																										
							+	+	+	+																										
							●	●	●	●																										
第 3 代								–	–	–	–	–	–	–																						
3rd generation											□	□	□	□	□	□																				
												+	+	+	+	+																				
												●	●	●	●	●																				
第 4 代													–	–	–	–	–	–	–	–																
4th generation																	□	□	□	□	□	□														
																		+	+	+	+	+														
																		●	●	●	●	●														
第 5 代																			–	–	–	–	–	–	–	–	–									
5th generation																							□	□	□	□	□	□								
																								+	+	+	+	+								
																								●	●	●	●	●								
第 6 代																									–	–	–	–	–	–	–	–	–			
6th generation																														□	□	□	□	□	□	□
																															+	+	+	+	+	+

F：上旬 The first ten days；M：中旬 The middle ten days；L：下旬 The last ten days. ●：卵 Egg；–：幼虫 Larva；□：蛹 Pupa；+：成虫 Adult；(●)：越冬卵 Overwintering egg；(□)：越冬蛹 Overwintering pupa.

表 3 黑面神(海南鹦哥岭，2010 年 4 – 6 月)和喙果黑面神(福建万石植物园，2011 年 4 – 6 月)结实率

Table 3 The ripening rate of *Breynia fruticosa* (Yinggeling Nature Reserve, Hainan, April – June, 2010) and *B. rostrata* (Wanshi Botanical Garden, Fujian, April – June, 2011)

植株编号 Plant no.	黑面神 *B. fruticosa*			喙果黑面神 *B. rostrata*		
	雌花朵数 Number of female flowers	果实个数 Number of fruits	结实率(%) Ripening rate	雌花朵数 Number of female flowers	果实个数 Number of fruits	结实率(%) Ripening rate
1	398	71	17.84	1 408	325	23.08
2	474	124	26.16	785	170	21.66
3	275	87	31.64	847	169	19.95
4	330	83	25.15	446	121	27.13
5	140	36	25.71	459	102	22.22
6	163	28	17.18	388	99	25.52
7	150	24	16	491	118	24.03
8	220	41	18.64	878	246	28.02
9	680	154	22.65	112	23	20.54
10	403	101	25.06	642	130	20.25
总计 Sum	3 233	748	23.14	6 456	1 503	23.28

表 4 宽瓣头细蛾对寄主植物果实的蛀食情况(2010.6 – 2011.9)

Table 4 Fruits consumed by *Epicephala lativalvaris* (June 2010 – September 2011)

寄主 Host	采样地点 Locality	全部果实个数 Number of all fruits	完好果实个数 Number of intact fruits	受害果实个数 Number of consumed fruits	完好果实所占比例(%) Proportion of intact fruits	平均完好果实所占比例(%) Mean proportion of intact fruits	蛀果率(%) Rate of consumed fruits	平均蛀果率(%) Mean rate of consumed fruits
黑面神 *B. fruticosa*	YGL	1 049	713	336	67.97	67.14	32.03	31.67
	JFL	76	59	17	77.63		22.37	
	WZS	37	24	13	35.14		35.14	
	TZS	63	41	22	65.08		34.92	
喙果黑面神 *B. rostrata*	TZS	108	22	86	20.37	34.95	79.63	65.05
	WS	759	281	478	37.02		62.98	

YGL：海南鹦哥岭自然保护区 Yinggeling Nature Reserve, Hainan; JFL：海南尖峰岭国家自然保护区 Jianfengling National Nature Reserve, Hainan; WZS：海南五指山国家自然保护区 Wuzhi Mountain National Nature Reserve, Hainan; TZS：福建厦门天竺山国家森林公园 Tianzhu Mountain State Forest Park, Xiamen, Fujian; WS：福建厦门万石植物园 Wanshi Botanical Garden, Xiamen, Fujian.

3 讨论

温度、营养状况等环境因子的变化均可改变生理、生活史和行为等生物学特征(Sanoamuang, 1993)。福建和海南两地气候条件的不同，导致寄主植物开花物候不同，进而导致宽瓣头细蛾在两地的生活史不同。在海南鹦哥岭，寄主植物全年均开花结果，宽瓣头细蛾的生活史与之开花物候相协调而全年活动并有较多的世代。而在福建厦门冬季平均气温要低于海南鹦哥岭 6 ~ 10℃，厦门寄主植物的雌花由 11 月中下旬羽化的部分宽瓣头细蛾传粉后发生滞育，至次年 3 月中下旬子房才开始发育，用这种方式保证了植物繁殖周期的衔接，而这部分头细蛾传粉后随即产卵于子房内越冬。因雌花滞育，没有种子供头细蛾幼虫取食及低温条件的作用，故其余大部分头细蛾选择以蛹的形式越冬，在次年寄主植物的盛花期才大量羽化。

作为黑面神和喙果黑面神的专性传粉者，宽瓣头细蛾主动为两种植物提供传粉服务，两种植物提供部分种子供宽瓣头细蛾幼虫为食作为报酬。互利共生双方利益的平衡是维持互利共生关系稳定的关键，在经典的榕树-榕小蜂和丝兰-丝兰蛾互利共生体系中，均会有部分完好的种子以保证榕树和丝兰的繁殖（Janzen，1979；Weiblen，2002；Pellmyr，2003）。本研究发现，在宽瓣头细蛾-黑面神和喙果黑面神互利共生体系中，尽管幼虫需要消耗掉单个果实内全部种子后才能发育成熟，然而在每个种群内，均有20.37%~77.63%完好的果实存在（表4），保证了植物的繁殖，同时也维持了互利共生体系的稳定性。

在不同环境（鹦哥岭、尖峰岭、五指山和万石植物园）及相同环境（天竺山）下，宽瓣头细蛾对喙果黑面神种子的危害程度均明显高于黑面神（表4），表明其更偏好取食喙果黑面神的种子；而两种植物的结实率却相差很小（表3），说明宽瓣头细蛾对两种植物的传粉效率差异不明显。以上结果表明，宽瓣头细蛾为两种植物传粉的付出相近，但从喙果黑面神上获得的利益多于黑面神。寄主植物挥发物质对植食性昆虫取食、产卵等活动中的寄主选择行为有重要影响（杜家纬，2001），而宽瓣头细蛾对喙果黑面神的偏好是否与两种寄主植物挥发物质不同有关需要在以后的研究中进一步探索。

本研究首次详细描述了宽瓣头细蛾各个虫态形态特征和生活习性，为头细蛾属昆虫的幼虫形态特征研究提供了基础资料，对深入了解宽瓣头细蛾与植物之间的相互关系具有一定价值。通过对宽瓣头细蛾蛀果率及寄主植物结实率的统计，分析了宽瓣头细蛾-黑面神和喙果黑面神互利共生体系中的利益分配关系，为探讨头细蛾属昆虫和大戟科植物之间的协同进化关系和互利共生体系的稳定机制提供了基本依据。

致谢　感谢南开大学石福臣教授对黑面神属植物标本的鉴定，天竺山国家森林公园和鹦哥岭自然保护区的工作人员对野外工作提供了很大的支持和帮助以及硕士研究生尹彦入在野外工作中及实验室研究中所给予的帮助。

参考文献（References）

Cook JM, Rasplus JY, 2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(5): 241 – 248.

De Prins W, De Prins J, 2005. Gracillariidae (Lepidoptera). World Catalogue of Insects. Vol. 6. Apollo Books, Stenstrup. 177 – 183.

Du JW, 2001. Plant-insect chemical communication and its behavior control. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 27(3): 193 – 200. [杜家纬，2001. 植物-昆虫间的化学通讯及其行为控制. 植物生理学报，27(3): 193 – 200]

Fleming TH, Holland JN, 1998. The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia*, 114: 368 – 375.

Hinton HE, 1946. On the homology and nomenclature of the setae of lepidopterous larvae, with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera. *Trans. Roy. Entomol. Soc. Lond.*, 97: 1 – 37.

Holland JN, Fleming TH, 1999. Mutualistic interactions between *Upiga virescens* (Pyralidae), a pollinating seed-consumer, and *Lophocereus schottii* (Cactaceae). *Ecology*, 80(6): 2074 – 2084.

Hu BB, Wang SX, Zhang J, Li HH, 2011. Taxonomy and biology of two seed-parasitic gracillariid moths (Lepidoptera, Gracillariidae), with description of a new species. *ZooKeys*, 83: 43 – 56.

Janzen DH, 1979. How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 13 – 51.

Kato M, Takimura A, Kawakita A, 2003. An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100(9): 5264 – 5267.

Kawakita A, Kato M, 2004a. Evolution of obligate pollination mutualism in New Caledonian *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany*, 91(3): 410 – 415.

Kawakita A, Kato M, 2004b. Obligate pollination mutualism in *Breynia* (Phyllanthaceae): further documentation of pollination mutualism involving *Epicephala* moth (Gracillariidae). *American Journal of Botany*, 91 (9): 1319 – 1325.

Kawakita A, Kato M, 2006. Assessment of the diversity and species specificity of the mutualistic association between *Epicephala* moths and *Glochidion* trees. *Molecular Ecology*, 15: 3567 – 3582.

Li BT, Gilbert MG, 2008. *Breynia*. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. Flora of China. Vol. 11. Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. 207 – 209.

Pellmyr O, 1999. Systematic revision of the yucca moths in the *Tegeticula yuccasella* complex (Lepidoptera: Prodoxidae) north of Mexico. *Systematic Entomology*, 24: 243 – 271.

Pellmyr O, 2003. Yuccas, yucca moths, and coevolution: a review. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90: 35 – 55.

Sanoamuang LO, 1993. The effect of temperature on morphology, life history and growth rate of *Filinia terminalis* (Plate) and *Filinia* cf. *pejleri* Hutchinson in culture. *Freshwater Biology*, 30: 257 – 267.

Weiblen GD, 2002. How to be a fig wasp. *Annual Review of Entomology*, 47: 299 – 330.

Wiebes JT, 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 1 – 12.

Zhang J, Hu BB, Wang SX, Li HH, 2012. Six new species of the genus *Epicephala* Meyrick, 1880 (Lepidoptera: Gracillariidae) associated with Euphorbiaceae plants. *Zootaxa*. 3275: 43 – 54.

（责任编辑：武晓颖）